

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 3 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24370035

研究課題名(和文) 旧食虫類の感覚器・咀嚼器・運動器に関する収斂戦略のマクロ形態学的研究

研究課題名(英文) Macroscopic Examinations of Convergence Strategy of Sensory, Masticatory and Locomotor Systems in Insectivora.

研究代表者

遠藤 秀紀 (Endo, Hideki)

東京大学・総合研究博物館・教授

研究者番号：30249908

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,400,000円

研究成果の概要(和文)：旧食虫類の適応戦略を機能形態学的に検討した。無盲腸類の頭蓋に関する発生学的基盤を確立しながら、本計画はおもに筋骨格運動器、感覚器、外皮システムを検討対象として扱った。旧食虫類の各系統の比較を行い、これら系統の器官・器官系が、普遍的に多系統的収斂を通じて確立されたことを明らかにすることができた。結果は、真獣類の基盤的系統群における、形態生理学的生存機構がいかなるものであるかを明確にするに至っている。

研究成果の概要(英文)：The adaptational strategy was functional-morphologically examined in the insectivores. The research plan mainly dealt with the musculoskeletal locomotor, sensory and skin systems, while it was based on the embryological data of the skull in the Order Eulipotyphla. Compared among various orders within the Insectivora, we pointed out that the systems and organs of the insectivores have been generally established through the polyphyletic convergence. The findings could reveal the morpho-physiological mechanisms in the basic taxa of the Eutheria.

研究分野：哺乳類学

キーワード：自然史 食虫類 収斂 骨格筋 比較 機能形態学 聴覚 発生

1. 研究開始当初の背景

2000年代に大量のデータによって進捗した真獣類高次グループ間の分子系統学的関係の解明に基づき、かつて食中類と総称されてきた事実上の多系統群が系統分類学的に解体された。その情報に基づき、研究代表者らは「旧食中類」という多系統・収斂グループを想定し、基盤的有胎盤類の適応について機能形態学的に解析を開始していた。本研究計画はその背景をもとに、旧食中類の適応戦略を多様なメカニズムと器官、器官系において明らかにすることを企図した。収斂・平行進化を見せる本グループにおける機能形態学は、有胎盤類の祖先的生存戦略を明らかにすることにつながり、南北両半球の有胎盤類の基盤となる体制構造の形態と機能を理論化することが期待された。

2. 研究の目的

高等脊椎動物において生存基盤となっている感覚器、咀嚼装置、ロコモーションにおける適応的進化をターゲットに、機能形態学的検討を試みる。そしてその機能性をもった形態の基盤となる発生学的制約とその改変について、旧食中類グループを横断しながら解析することを目的とした。肉眼解剖学、発生学、組織学、三次元デジタル解析学による精緻な定量化を経て、基盤的有胎盤類に普遍の生存機構とその改変による適応的多様化を、形態学的検出によって明らかにすることが目的である。

3. 研究の方法

研究組織間で博物館を網羅する死体集積ネットワークが構築されてきている。そこで、その仕組みと死体保存技術を活かし、旧食中類とその比較対象となる哺乳類、脊椎動物を収集し、標本として機能させる。手法は、マクロからミクロの領域まで、可能な範囲で三次元データ化をすすめ、機能性や系統性を極力定量的に論議することを狙う。対象群は無盲腸類を第一に考えて、旧世界のトガリネズミ類、モグラ類のほか、新大陸の無盲腸類を導入する。南半球真獣類からはテンレック類を、無盲腸類以外の旧食中類からはツパイ類や皮翼類を投入する。周辺比較

群として、翼手類、霊長類を用い、基本的ロコモーションの異なる群としては食肉類、偶蹄類を比較に加える。またとくにロコモーションと体重維持機構の検討には、哺乳類以外に、典型的な四肢体幹運動メカニズムをとるトカゲ類やサンショウウオ類も理論化において導入する。感覚器としては三次元化が比較的容易な聴覚装置、とくに中耳領域を立体構築し、生態戦略に合致した収斂が生じているかどうかを確認する。視覚については視覚器そのものよりも、眼窩の空間配置が検討対象となる。咀嚼については、各群間で咀嚼筋の走行、生理学的筋断面積、そして歯牙配列の機能形態学的比較をもとに、どのような適応的派生が見られるかを旧食中類の内外で検討する。四肢ロコモーションについては、通常の上歩行のほか、掘削や樹上棲に多様に適応していることを踏まえ、周辺他群よりそれらの特殊化の理論を構築し、旧食中類における各適応戦略との対比を試みる。とりわけ異節類やアフリカ獣類の管歯類のような比較的孤立した系統にこれらの適応戦略が見られる事を踏まえて、収斂戦略を極力定量的に理論化したい。また比較のバックグラウンドとして、生物地理学的考察にも踏み込みながら、いくつかの旧食中類群には分子系統解析の追加研究が必要である。また頭蓋については、旧食中類の各系統における生活史戦略を考慮しつつ、発生学的制約について確たる理論を構築する。進化的分岐に伴い、どのような共有派生的な特徴を備えそれがどう適応に寄与しているかを論じる。四肢ロコモーションについては、地上棲群、地下棲掘削群、水棲群、樹上棲群などの生態戦略に応じた四肢運動器の機能形態学的特質を抽出し、多系統的に進化する旧食中類のロコモーション適応の実態を解明する。また外皮では、外部温度環境への適応などを着眼点に形態学的比較を進めるが、とくに有棘テンレック類を用いて、発音棘の進化を探り、齧歯類などとの収斂の実態を精査する。以上より、旧食中類の「多様な形と機能を生み出し得る本質」を明瞭に定め、祖先形質と派生・収斂の関係を進化機能形態学的に明らかにする。これは、

基盤的真獣類の祖先形質を把握し、それに基づいた旧食虫類の多系統的適応戦略の全貌を理解することにつながる。

4. 研究成果

旧食虫類の各系統を用い、頭蓋諸骨の系統性と機能性を、発生学的データを加味して理論化した。中枢神経と感覚器装着部位の大型化が旧食虫類共通の特徴であることを重視し、発生時の骨化パターンのデータを比較論議に加えることで、哺乳類の原始性・旧食虫類の普遍性を示唆する形質を抽出できた。前頭骨、頭頂骨、外後頭骨、底後頭骨に対する相対的な上後頭骨の早期出現と大型化が、旧食虫類の基本的頭蓋構造を特徴づけていることを考慮しつつ、それら諸骨が作る空間の機能性を吟味できた。咀嚼装置では、歯列形態や咀嚼筋形状を三次元的な検討対象として、摂食機能を検討した。さらに摂食装置と神経頭蓋とのスペースの奪い合いについて検討した。他方、マイクロ CT の聴覚装置への適用により、中耳形態を完全に三次元化し、多種間での比較が可能となった。生活史と聴覚装置の三次元形態形質との間の関係を検討した。ロコモーション機構については、その進化史的収斂について議論した。地上棲群、地下棲掘削群、水棲群、樹上棲群などを比較し、四肢運動機能適応を論議した。旧食虫類は南北両半球の真獣類系統を跨ぎながらも、基本的なロコモーション収斂を多系統的に示すことが明らかとなった。また、外皮の進化においてはテンレック類に独自の発音棘の進化を確認することができた。この特質では、収斂の対比は齧歯類が好適な研究対象となった。また食虫類に生態戦略が類似する他の系統群として、翼手類、食肉類、爬虫類トカゲ類、両棲類サンショウウオ類にまで範囲を広げて、ロコモーション適応の形態学的データを収集、比較を進めた。テンレック類やツパイ類のような旧食虫類を多岐にわたり材料として使用し、周辺の系統では翼手類や皮翼類、齧歯類、食肉類や鯨偶蹄類、さらには下等脊椎動物を導入し、集積される北半球系統旧食虫類のデータに対して、収斂形質の機能比較を幅広く行った。そ

の結果、表現型が内包する真の機能的意義を解明、収斂の実態に迫りながら対象の特性に合ったデータ化を遂行することができた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計26件)

Oshida, T., Lin, L-K., Chang, S-W., Dang, C.N., Nguyen, S.T., Nguyen, N.X., Nguyen, D.X., Endo, H., Kimura, J., Sasaki, M., Hayashida, A. and Takano, A. Mitochondrial DNA evidence suggests challenge to the conspecific status of the hairy-footed flying squirrel *Belomys pearsonii* from Taiwan and Vietnam. *Mammal Study*. Vol. 40, 2015, pp.29-33. 10.3106/041.040.0106 査読有.

Omura, A., Anzai, W., Koyabu, D. and Endo, H. Ontogenetic changes of trunk muscle structure in the Japanese black salamander (*Hynobius nigrescens*). *Journal of Veterinary Medical Science*. Vol. 77, 2015, in press. 10.1292/jvms.15-0011 査読有.

Mori, K., Suzuki, S., Koyabu, D., Kimura, J., Han, S.-Y. and Endo, H. Comparative functional anatomy of hindlimb muscles and bones with reference to aquatic adaptation of the sea otter. *Journal of Veterinary Medical Science*. Vol. 77, 2015, in press. 10.1292/jvms.14-0534 査読有.

Omura, A., Anzai, W., Koyabu, D. and Endo, H. Positional strategy of trunk muscles among aquatic, semi-aquatic, and terrestrial species in Urodela. *Journal of Veterinary Medical Science*. Vol. 77, 2015, in press. 10.1292/jvms.14-0320 査読有.

Shinohara, A., Kawada, S., Son, N. T., Koshimoto, C., Endo, H., Can, D. N. and Suzuki, H. Molecular phylogeny of East and Southeast Asian fossorial moles (Eulipotyphla, Talpidae). *Journal of Mammalogy*. Vol. 95, 2014, pp.455-466. 10.1644/13-MAMM-A-135 査読有.

Anzai, W., Omura, A., Antonio, C.D., Kawata, M. and Endo, H. Functional morphology and comparative anatomy of appendicular musculature in Cuban Anolis lizards with different locomotor habits. *Zoological Science*. Vol. 31, 2014, pp.454-463. 10.2108/zs130062 査読有.

Koyabu, D., Werneburg, I., Morimoto, N., Zollikofer, C. P. E., Forasiepi, A. M., Endo, H., Kimura, J., Ohdachi, S. D., Son, N. T. and Sanchez-Villagra, M. R. Mammalian skull heterochrony reveals modular evolution and a link between cranial development and brain size. *Nature Communications*. Vol. 5, 2014, pp.365 10.1038/ncomms4625 査読有.

Csorba, G., Chou, C.-H., Ruedi, M., Gorfol, T., Motokawa, M., Wiantoro, S., Thong, V. D., Son, N. T., Lin, L.-K. and Furey, N. The reds and the yellows: A review of Asian *Chrysopteron Jentink, 1910* (Chiroptera: Vespertilionidae: Myotis). *Journal of Mammalogy*. Vol. 95, 2014, pp.663-678. 10.1644/13-MAMM-A-200 査読有.

Suzuki, T., Obara, Y., Tsuchiya, K., Oshida, T. and Iwasa, M. Ag-NORs analysis in three species of red-backed voles, with a consideration of genetic allocation of Anderson's red-backed vole. *Mammal Study*. Vol. 39, 2014, pp.91-97. 10.3106/041.039.0204 査読有.

Ishida, A., Takahashi, K., Uruguchi, K. and Oshida, T. Environmental factors for efficiently baiting red foxes in agricultural areas in eastern Hokkaido, Japan. *Mammal Study*. Vol. 39, 2014, pp.167-172. 10.3106/041.039.0306 査読有.

Son, N., T., Gorfol, T., Francis, C. M., Motokawa, M., Estok, P., Endo, H., Thong, V. D., Dang, N. X., Oshida, T. and Csorba, G. Description of a new species of *Myotis* (Vespertilionidae) from Vietnam. *Acta Chiropterologica*. Vol. 15, 2014, pp.473-483. 10.3161/150811013X679099 査読有.

Huang, C., Yu, W., Xu, Z., Qiu, Y., Chen, M., Qiu, B., Motokawa, M., Harada, M., Li, Y. and Wu, Y. A . Cryptic species of the *Tylonycteris pachypus* complex (Chiroptera: Vespertilionidae) and its population genetic structure in southern China and nearby regions. *International Journal of Biological Sciences*. Vol. 10, 2014, pp.200-211. 10.7150/ijbs.7301 査読有.

Motokawa, M., Gotoh, H., Yamashita, S., Nagamasu, H. and Ohno, T. Connecting museum collections and research as scientific infrastructure. *International Journal of Humanities and Arts Computing*. Vol. 8, 2014, pp.84-94. 10.3366/ijhac.2014.0100 査読有.

Furuuchi, K., Koyabu, D., Mori, K. and Endo, H. Physiological cross-sectional area of the masticatory muscles in the giraffe (*Giraffa camelopardalis*). *Mammal Study*. Vol. 38, 2013, pp.67-71. 10.3106/041.038.0109 査読有.

Endo, H., Hashimoto, O., Taru, H., Sugimura, K., Fujiwara, S., Itou, T., Koie, H., Kitagawa, M. and Sakai, T. Comparative morphological examinations of the cervical and thoracic vertebrae and related spinal nerves in the two-toed sloth. *Mammal Study*. Vol. 38, 2013, pp.217-224. 10.3106/041.038.0310 査読有.

Nojima, Y., Tsutsuki, K., and Oshida, T. Effect of different soil horizons on distribution of *Sorex* species in Hokkaido, Japan. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. Vol. 59, 2013, pp.297-304. DOI 未定
(http://actazool.nhmus.hu/59/3/ActaZH_2013_Vol_59_3_297.pdf) 査読有.

Yuan, S-L., Jiang, X-L., Li, Z-J., He, K., Harada, M., Oshida, T. and Lin, L-K. Mitochondria phylogeny and biogeographical scenario of Asiatic water shrew (genus *Chimarrogale*): implication for taxonomy and low latitude migration route. *Plos*

One. Vol. 8, 2013, 10.137/journal.pone.0077156
査読有.

Endo, H., Mori, K., Koyabu, D., Kawada, S.,
Komiya, T., Itou, T., Koie, H., Kitagawa, M. and
Sakai, T. Functional morphology of the aardvark
tail. *Anatomia Histologia Embryologia*. Vol. 42,
2013, pp. 90-98. 10.1111/j.1439-0264.2012.01169.x
査読有.

Oshida, T., Can, D. N., Son, N. T., Nghia, N. X.,
Endo, H., Kimura, J., Sasaki, M., Hayashida, A.,
Takano, A., Koyabu, D. and Hayashi, Y.
Phylogenetic position of *Callosciurus erythraeus*
griseimanus from Vietnam in the genus
Callosciurus. *Mammal Study*. Vol. 38, 2013,
pp.41-47. 10.3106/041.038.0105 査読有.

Kuramoto, T., Torii, H., Ikeda, H., Endo, H.,
Rerkamnuaychoke, W. and Oshida, T.
Mitochondrial DNA sequences of Finlayson's
squirrel found in Hamamatsu, Shizuoka
Prefecture, Japan. *Mammal Study*. Vol. 37, 2012,
pp.63-67. 10.3106/041.037.0108 査読有.

21Oishi, M., Ogihara, N., Endo, H., Une, Y.,
Ichihara, M. Asari M. and Amasaki, H. Muscle
dimension of the foot in the orangutan and
chimpanzee. *Journal of Anatomy*. Vol. 221, 2012,
pp.311-317. 10.1111/j.1469-7580.2012.01545.x 査
読有.

22Koyabu, D., Oshida, T., M., Son, N.T., Can, D.N.,
Nghia, N.X., Dang, Motokawa, D.N., Kimura, J.,
Sasaki, M. and Endo, H. Comparison of jaw
muscle morphology in two sympatric callosciurine
squirrels (*Callosciurus erythraeus* and *Dremomys*
rufigenis) in Vietnam. *Mammal Study*. Vol. 37,
2012, pp.237-242. 10.3106/041.037.0307 査読有.
23Kawada, S., Son, N.T., and Can, D.N. A new
species of mole of the genus *Euroscaptor*
(*Soricomorpha*, *Talpidae*) from northern Vietnam.

Journal of Mammalogy. Vol. 93, 2012, pp.839-850.
10.1644/11-MAMM-A-296.1 査読有.

24Hoson, O., Kawada, S. and Oda, S. Ossification
pattern of basicranial sutures in manatees, genus
Trichechus. *Mammal Study*. Vol. 37, 2012,
pp.213-225. 10.3106/041.037.0305 査読有.

25Rajith, D. and Oshida, T. The systematics of the
dusky striped squirrel, *Funambulus sublineatus*
(Rodentia: *Sciuridae*) and its relationships to
Layard's squirrel, *F. layardi*. *Journal of Natural*
History. Vol. 46, 2012, pp.91-116.
10.1080/00222933.2011.626126. 査読有.

26Kim, S-I., Suzuki, S., Oh, J., Koyabu, D., Oshida,
T., Lee, H., Min, M-S and Kimura, J. Sexual
dimorphism of craniodental morphology in the
raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* from South
Korea. *Journal of Veterinary Medical Science*. Vol.
74, 2012, pp.1609-1616. 10.1292/jvms.12-0281 査
読有.

〔学会発表〕(計14件)

安西航・高橋洋生・戸田光彦・遠藤秀紀. 小笠原諸
島における外来性グリーンアノールの急速な形態進
化. 日本生態学会第62回大会. 2015年3月18日~
2015年3月22日. 鹿児島大学, (鹿児島県鹿児島
市).

Kobayashi, S. and Endo, H. CT imaging
analysis of the hindlimb movement in the spotted
seal (*Phoca largha*). The 43rd Annual Symposium
of the European Association for Aquatic Mammals.
2015年3月23日~2015年3月26日. Kolmarden
Wildlife Park, Stockholm, (Sweden).

遠藤秀紀. 進化を生き抜く骨・臓器の妙. 日本関節
病学会大会(招待講演). 2014年11月6日. 虎ノ門
ヒルズ, (東京都港区).

小林沙羅・三谷曜子・堀本高矩・遠藤秀紀. アシカ
科の前肢筋肉についての比較解剖. 日本哺乳類学会
2014年大会. 2014年9月4日~2014年9月7日. 京
都大学, (京都府京都市).

藪崎 茜・川田伸一郎. 岐阜県・長野県産ニホンカモシカの歯列異常. 日本哺乳類学会 2014 年大会. 2014 年 9 月 4 日～2014 年 9 月 7 日. 京都大学, (京都府京都市).

谷戸崇・岸田拓土・本川雅治. ネズミの交尾器を用いた形態比較. 日本哺乳類学会 2014 年大会. 2014 年 9 月 4 日～2014 年 9 月 7 日. 京都大学, (京都府京都市).

定梶さくら・吉村裕貴・佐藤大介・井口和信・押田龍夫. 北海道山間部天然林においてヒメネズミが繁殖に用いる巣箱の周囲環境要因の解明. 日本哺乳類学会 2014 年大会. 2014 年 9 月 4 日～2014 年 9 月 7 日. 京都大学, (京都府京都市).

河部壮一郎・小林沙羅・遠藤秀紀. 食肉目における嗅覚および視覚に関わる頭骨形態の水棲適応. 日本古生物学会 2013 年年会. 2013 年 6 月 29 日. 熊本大学, (熊本県熊本市).

遠藤秀紀. 遺体から見た希少動物. 日本畜産学会 第 117 回大会 (招待講演). 2013 年 9 月 9 日. 新潟大学, (新潟県新潟市).

Son, N., Motokawa, M., Oshida, T., Thong, V. D., Gabor, C. and Endo, H. Morphological variation in the genus *Murina* (Chiroptera: Vespertilionidae) International Symposium on East Asia Species Diversity. 2013 年 9 月 13 日. IEBR, Hanoi, (Vietnam).

Mori, K., and Endo, H. CT analysis of sea otter hip joint related to swimming location. 10th International Congress of Vertebrate Morphology. 2013 年 7 月 9 日. Hotel Fira Palace, Bbarcelona, (Spain).

Kawabe, S., Shimokawa, T., Miki, H., Matsuda, S. and Endo, H. Variation in avian brain shape: relationship with size and orbital shape. 10th International Congress of Vertebrate Morphology. 2013 年 7 月 9 日. Hotel Fira Palace, Bbarcelona, (Spain).

大石元治・荻原直道・遠藤秀紀・宇根有美・市原伸恒・浅利昌男・尼崎肇. オランウータンとチンパンジーの足部における筋形態について. 第 28 回日本霊長類学会大会. 2012 年 7 月 7 日. 椋山女学園大学, (愛知県名古屋市).

Endo, H. Multivariate analyses of the skull size and shape in the five geographical populations of the lesser false vampire. Second International Symposium on East Asian Vertebrate Species Diversity. 2012 年 7 月 28 日. 京都大学, (京都府京都市).

〔図書〕(計 2 件)

Lin, L.-K. and Motokawa, M. Tunghai University. Mammals of Taiwan Volume 1. Soricomorpha. 2014. pp.89.

押田龍夫. 獣医学・応用動物科学系学生のための野生動物学. 文永堂出版. 2013. pp.341.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

遠藤 秀紀 (ENDO, Hideki)
東京大学・総合研究博物館・教授
研究者番号: 3 0 2 4 9 9 0 8

(2) 研究分担者

本川 雅治 (MOTOKAWA, Masaharu)
京都大学・総合博物館・准教授
研究者番号: 3 0 2 9 3 9 3 9

川田 伸一郎(KAWADA, Shinichiro)
独立行政法人国立科学博物館・動物研究部・研究員
研究者番号: 3 0 4 1 5 6 0 8

押田 龍夫(OSHIDA, Tatsuo)
帯広畜産大学・畜産学部・教授
研究者番号: 5 0 3 7 4 7 6 5